

Recibido: 07 de marzo de 2017 // Aceptado: 25 de junio de 2018 // Publicado online 19 de diciembre de 2018

Transmisión “intergeneracional” (agámica) de la tolerancia al estrés hídrico en *Solanum tuberosum* cv. Achat

STORANI, L.^{1,2}; YANOVSKY, M.J.³

RESUMEN

Los diferentes estreses tanto bióticos como abióticos afectan diversos cultivos y causan grandes pérdidas económicas. En los últimos años se han desarrollado estrategias para obtener plantas tolerantes a los diferentes estreses abióticos, que comprenden aproximaciones biotecnológicas o de mejoramiento clásico. En este trabajo evaluamos la posibilidad de generar mayor tolerancia al estrés hídrico utilizando una aproximación de manejo que tiene en cuenta la capacidad de algunas plantas de incrementar la tolerancia a un estrés determinado si generaciones previas fueron expuestas al mismo estrés. Plantas de papa cuya “generación” anterior fue sometida a sequía respondieron de forma diferenciada a un nuevo estrés hídrico, mostrando cambios en la conductancia estomática e integridad del fotosistema II que tuvo como consecuencia una menor reducción en el rendimiento en respuesta al estrés con respecto a plantas que no habían sido sometidas a sequía previamente. Este “efecto memoria” permitiría desarrollar plantas de papa con mayor tolerancia al estrés hídrico sin necesidad de modificación genética.

Palabras clave: papa, sequía, efectos transgeneracionales, plasticidad fenotípica.

ABSTRACT

Abiotic and biotic stresses affect several crops and cause huge economical losses. In recent years several strategies have been developed to obtain plants tolerant to abiotic stress. Such strategies include biotechnological approaches as well as classical breeding. We decided to evaluate the possibility of generating enhanced tolerance to water stress using a management approach that takes into account the ability of some plants to increase tolerance to a specific stress if previous generations were exposed to it. Potato plants, in which the previous generation was subjected to drought stress, show changes in stomata conductance and photosystem II integrity that are associated with a lower impact on yield reduction, compared to plants that were not exposed to drought before. This “memory” effect would allow the development of potato plants with greater tolerance to water stress without genetic modifications.

Keywords: potato, drought, transgenerational effects, phenotypic plasticity.

¹Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Estación Experimental Agropecuaria (EEA) Balcarce, Laboratorio de Agrobiotecnología. Balcarce. Ruta 226, km 73,5, (7620) Buenos Aires. Argentina. Correo electrónico: storani.leonardo@inta.gob.ar

²Instituto de Investigaciones Fisiológicas y Ecológicas vinculadas a la Agricultura (IFEVA), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Universidad Nacional de Buenos Aires, Facultad de Agronomía, Laboratorio de Fisiología Vegetal, Av. San Martín 4453 (C1417DSE), CABA, Buenos Aires, Argentina.

³Fundación Instituto Leloir, Genómica Comparativa del Desarrollo Vegetal, Av. Patricias Argentinas 435 (C1405BWE), CABA, Buenos Aires, Argentina. Correo electrónico: myanovsky@leloir.org.ar

INTRODUCCIÓN

Uno de los aspectos más remarcables de las plantas es su capacidad de aclimatare, es decir, de actuar en forma diferencial frente a una determinada señal si previamente fueron expuestas al mismo o a otros estímulos. En los últimos años, diversos investigadores mostraron que distintos tipos de estrés (como la sequía, las altas temperaturas) pueden ser “recordados” por las plantas y que estas pueden responder diferencialmente si fueron previamente expuestas a los mismos estreses (Hu *et al.*, 2015; Fleta-Soriano *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2015). Todos estos experimentos muestran respuestas diferenciales dentro de la misma generación.

Otros investigadores demostraron que las plantas eran capaces de transmitir dicha información (sobre los fenómenos ambientales a los que estuvo expuesta una determinada generación) a la siguiente generación, mediante mecanismos de recombinación homóloga o modificaciones epigenéticas (Migicovsky y Kovalchuk, 2014; Rahavi y Kovalchuk, 2013). El fenómeno en el cual se realiza una primera exposición a un agente estresante que luego puede modificar la respuesta a eventos posteriores de estrés se denomina *priming*. Debido a que muchas de las marcas epigenéticas se eliminan durante los estadios meióticos asociados a la reproducción sexual, en la mayoría de los casos, la aclimatación obtenida no es transmitida a la siguiente generación (Iwasaki, 2015).

La papa (*Solanum tuberosum*) es el tercer cultivo de importancia alimentaria del mundo, después del trigo y del arroz, y es la principal dicotiledónea en la alimentación humana. Argentina es el tercer país productor de papa de Sudamérica, y se encuentra entre los 30 países con mayor producción (FAO Crops statistics database, 2016: <http://faostat.fao.org/>). Debido a su multiplicación asexual, a partir de tubérculos (sin pasar por estadios meióticos), las plantas de papa son un buen sistema para evaluar si la exposición a un estrés puede ser transmitida a la siguiente “generación”. Si bien las plantas de papa no pasan por estadios meióticos, a las sucesivas multiplicaciones por tubérculos se las suele denominar generaciones (Rahman *et al.*, 2010; Omer y El-Hassar, 1992). En este trabajo sometimos a estrés por sequía a plantas de papa (con sus controles sin estrés), y luego evaluamos el efecto de esta historia de exposición en las respuestas frente al mismo tipo de estrés en la siguiente generación.

A partir de lo anterior proponemos la siguiente hipótesis: mediante un proceso de *priming* en la primera generación, las plantas de papa son capaces de responder diferencialmente al estrés hídrico en la generación siguiente. Para poner a prueba dicha hipótesis planteamos los siguientes objetivos: 1) evaluar el rendimiento en plantas de papa expuestas a sequía, 2) evaluar la respuesta a sequía en una generación posterior en plantas de papa con o sin exposición previa a dicho estrés, 3) determinar si el proceso de *priming* es capaz de disminuir la pérdida en el rendimiento ocasionado por la exposición a la sequía.

MATERIALES Y MÉTODOS

Origen de los materiales y diseño experimental

El experimento en el que se evaluó la capacidad de las plantas de papa de “memorizar” la exposición a una situación de déficit hídrico fue llevado a cabo en dos etapas. En la primera, se generaron dos grupos de plantas, uno que fue expuesto a sequía, y otro grupo control que se mantuvo bien hidratado durante todo el ciclo del cultivo. En la segunda etapa se llevó a cabo el experimento propiamente dicho, donde se compararon diversas respuestas fisiológicas entre plantas expuestas a déficit hídrico y plantas bien hidratadas, tanto en grupos de plantas que en la generación anterior habían sido expuestas a dicho estrés, como en plantas que sufrieron el estrés por primera vez. El experimento fue realizado en dos oportunidades en forma independiente.

Para la preparación del material se utilizaron tubérculos (papa semilla) del cultivar Achat. Se sembró un tubérculo de similar tamaño por maceta (de 3 litros de una mezcla de turba y perlita 1:1) en invernáculos del IFEVA (Fac. de Agronomía, UBA, Ciudad de Buenos Aires, Argentina 34° 35' 28.8" S; 58° 28' 46.6" O). Se mantuvo a las plantas emergidas con riego frecuente (cada dos días) por un período de un mes y medio (alternando con solución nutritiva de Hakaphos® rojo (NPK 18:18:18) y agua). Cuando las plantas comenzaron a estolonizar (proceso de formación de tubérculos) se comenzó con el tratamiento de sequía.

El tratamiento de sequía en la primera generación consistió en dejar de regar las plantas durante aproximadamente 10 días (hasta notarse signos de marchitamiento y una disminución de la conductancia estomática de un 50% con respecto a los controles que se mantuvieron regados) y luego se regaron para su recuperación. Dicho tratamiento se repitió por un lapso de dos meses. Una vez completado el ciclo del primer cultivo, se cosecharon los tubérculos, maceta por maceta. Los tubérculos cosechados fueron almacenados en oscuridad y a temperatura ambiente por tres meses hasta su brotación.

Para el experimento de sequía realizado en la segunda generación, se seleccionaron tubérculos que tuviesen tamaño similar. Se plantaron 20 tubérculos en macetas de tres litros, los cuales provenían de plantas que sufrieron estrés hídrico (plantas con *priming*) y otros 20 tubérculos que provenían de plantas que no tuvieron previamente estrés hídrico (plantas sin *priming*) (1 tubérculo por maceta). Al mes de iniciado el experimento se comenzó con el tratamiento de sequía. Para ello se formaron cuatro grupos:

- CC: plantas sin *priming* en 1.^{ra} generación y sin estrés hídrico en 2.^{da} generación (es decir, el grupo Control-Control).
- CS: plantas sin *priming* en 1.^{ra} generación y sometidas a sequía en 2.^{da} generación (grupo Control-Sequía).
- PC: plantas con *priming* en 1.^{ra} generación y sin estrés hídrico en 2.^{da} generación (grupo *Priming*-Control).
- PS: plantas con *priming* en 1.^{ra} generación y sometidas a sequía en 2.^{da} generación (grupo *Priming*-Sequía).

Se realizó un ensayo de parcelas apareadas, donde cada parcela estaba formada por un integrante de cada uno de los grupos, con un total de 10 parcelas. A cada una de las plantas se le midió el área foliar de la tercera hoja (Jerez Mompie *et al.*, 2014), así como el número de hojas al inicio del tratamiento de sequía.

El tratamiento de sequía consistió en dejar de regar las plantas por 12 días, mientras que los controles eran plantas regadas diariamente. Luego se volvieron a regar a todas las plantas, incluyendo las plantas control, hasta que las hojas senescieron y sus tubérculos fueron cosechados.

Mediciones fisiológicas y de rendimiento

Luego de la exposición al tratamiento de estrés hídrico en la primera generación, se pesaron los tubérculos cosechados de plantas madres cultivadas con o sin *priming*, y se midió el peso fresco, así como el número de tubérculos por planta. Durante el crecimiento de las plantas en la siguiente generación, se compararon los fenotipos de las plantas con historias previas contrastantes en relación con el régimen hídrico. Durante los 12 días que duró el tratamiento de sequía, se midió la conductancia foliar y la fluorescencia de la clorofila. Por último, se cosecharon los tubérculos y se determinó el rendimiento de estos (peso fresco).

La conductancia estomática fue determinada utilizando un porómetro (Leaf Porometer Model SC-1 266, Decagon Devices Inc., Pullman, WA, EUA). La medición de conductancia estomática se realizó al mediodía, o cercano a él (siempre y cuando los días estuviesen soleados).

La medición de fluorescencia de la clorofila se realizó con el Fluorescence Monitoring System 2 (Hansatech Instrument, EUA) y se calculó la relación Fv/Fm en hojas adaptadas a la oscuridad. Para ello, se taparon las hojas durante 30 minutos previos a la exposición a la luz y se evaluaron diferentes parámetros (Fo, Fm, Fv). En particular, se calculó la relación Fv/Fm, que es ampliamente utilizada como indicador de fotoinhibición y daño al fotosistema II (Maxwell y Johnson, 2000).

Para el análisis estadístico de los datos fenotípicos se realizaron diversas pruebas, dependiendo de si los datos mostraban o no una distribución normal. En los experimentos donde se evaluaron la conductancia estomática y la relación Fv/Fm a lo largo del tiempo se utilizó un ANOVA de medidas repetidas. En cada una de las figuras se detallan las pruebas estadísticas realizadas. Se utilizó el programa GraphPad Prism (version 6.00 for Windows, GraphPad Software, La Jolla California EUA, www.graphpad.com).

RESULTADOS

Las plantas madre, previo a comenzar el tratamiento de estrés, se encontraban todas en condiciones similares, tanto ambientales, como fenotípicamente. El tamaño de plantas era similar (datos no mostrados). Luego de la exposición a la sequía se observó una disminución en el ren-

dimiento con respecto al grupo control. El componente del rendimiento afectado fue el peso de los tubérculos ($p < 0,05$ control: $46,78 \pm 1,50$ g y sequía: $24,82 \pm 0,73$ g) y no así el número de estos (control: $3,49 \pm 0,19$ y sequía: $4,16 \pm 0,27$) (figura 1). En la 2.^{da} generación, el brotado de las plantas con *priming* fue mayor que el de las plantas sin *priming* (ca 100% y 87,5% respectivamente). Asimismo, la cantidad de vástagos que emergieron de cada tubérculo fue mayor en plantas con *priming* comparadas con plantas sin *priming* ($p < 0,001$ $2,18 \pm 0,13$ y $1,18 \pm 0,18$, respectivamente) (figura 2).

Las plantas presentaron similar número (CC: $6,90 \pm 0,23$, CS: $6,70 \pm 0,21$, PC: $6,80 \pm 0,25$, PS: $6,70 \pm 0,21$) y tamaño de hojas (CC: $12,25 \pm 0,16$ cm², CS: $12,44 \pm 0,19$ cm², PC: $12,78 \pm 0,25$ cm², PS: $12,01 \pm 0,16$ cm²) al inicio del tratamiento de sequía, descartando que diferencias morfológicas en el área foliar de las plantas al inicio de los tratamientos pudieran condicionar los resultados del experimento (figura 3).

La respuesta de las plantas de papa frente a una sequía en la 2.^{da} generación reveló diferencias significativas asociadas tanto al tiempo de exposición como al tratamiento de sequía (figura 4; $p < 0,001$). A los 3 días de iniciado el tratamiento, se observaron diferencias entre las plantas con y sin *priming*. En plantas sin *priming* no hubo disminución significativa de la conductancia estomática. Sin embargo, en plantas con *priming* hubo una disminución de la conductancia estomática de 57%. Comparando las plantas con y sin *priming*, en condiciones de sequía, en plantas con *priming*, la disminución fue de 46% (figura 4). Esta diferencia entre plantas con y sin *priming* en condiciones de sequía fue observada únicamente a los 3 días de iniciado el tratamiento, y luego la conductancia estomática en ambos grupos fue similar, aunque menor que en plantas regadas.

En plantas sin *priming*, la relación Fv/Fm disminuyó luego de 5 días de iniciado el tratamiento de sequía, y esa disminución se mantuvo a lo largo de todo el experimento. Sin embargo, en plantas con *priming* la relación Fv/Fm se mantuvo constante a lo largo del experimento, aun cuando las plantas estaban sometidas a estrés hídrico, como se evidencia por la disminución en la conductancia estomática (figura 4). Este comportamiento estaría indicando que el déficit hídrico en plantas con *priming* no tuvo efecto sobre la integridad del fotosistema II.

Las plantas rindieron de manera similar en condiciones control durante la segunda generación, independientemente de la condición de cultivo en la generación anterior, indicando que en ausencia de estrés hídrico el *priming* no tuvo efecto significativo sobre el rendimiento. El tratamiento de estrés hídrico produjo una disminución en el rendimiento, cuya magnitud dependió de si las plantas tuvieron o no *priming*. En plantas sin *priming* se produjo una reducción del rendimiento cercana al 65%, mientras que en plantas con *priming* la reducción fue cercana al 40% (figura 5).

DISCUSIÓN

En una primera ronda de estrés, observamos una disminución en el rendimiento de los tubérculos de las plantas en

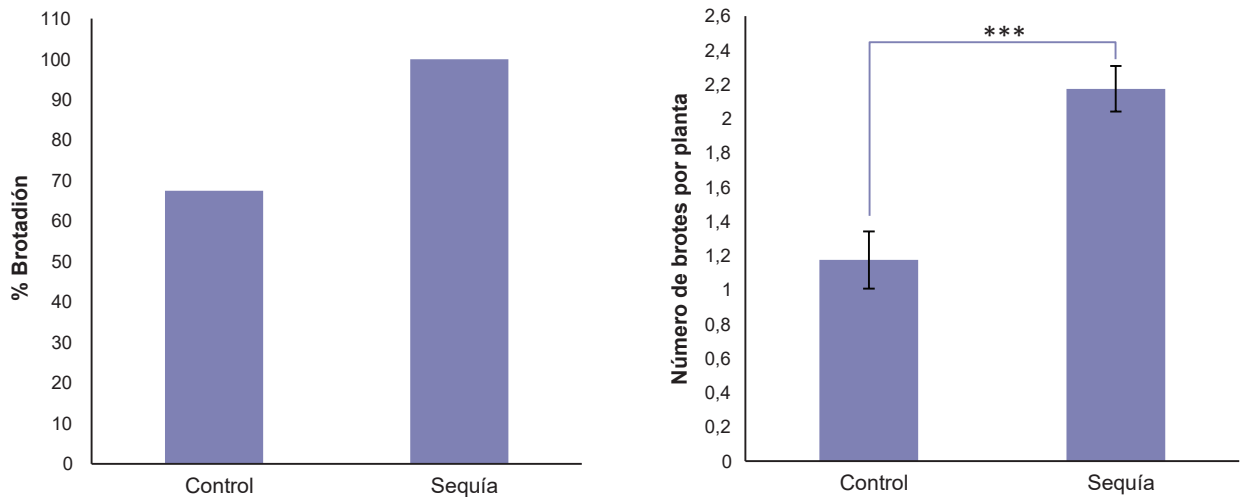


Figura 1. Brotación (izquierda) y número de brotes (derecha) en tubérculos provenientes de plantas crecidas en condiciones control y de sequía.

Los datos del gráfico de la derecha son promedio \pm error estándar de 20 plantas.

*** indica diferencias significativas $p < 0,0001$. Se realizó una prueba de U Mann Whitney.

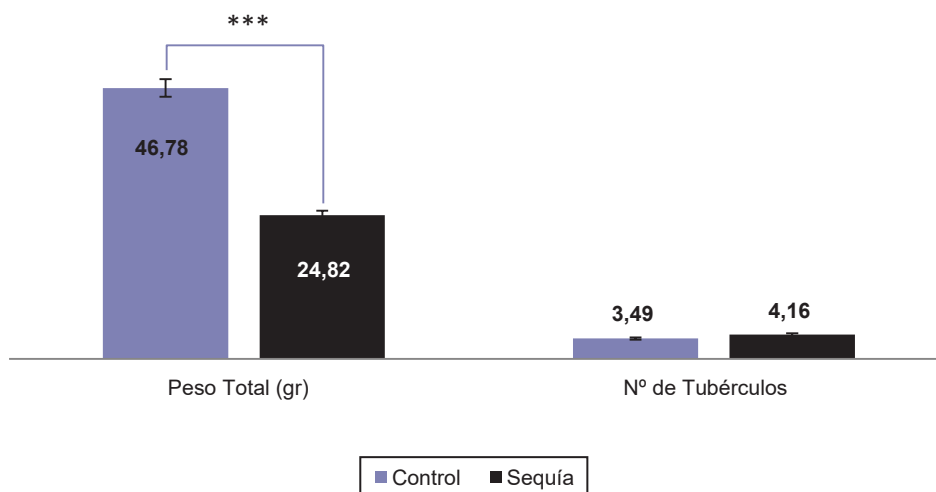


Figura 2. Rendimiento de plantas de *Solanum tuberosum* cv. Achat. Los datos son promedio \pm error estándar de 20 plantas.

*** indica diferencias significativas $p < 0,0001$. Para el caso del peso total, donde los datos presentan distribución normal, se realizó un test de t no apareado. En el caso del número de tubérculos se realizó una prueba de U Mann Whitney.

sequía versus las plantas sin estrés hídrico. La reducción en el peso de los tubérculos y no en el número de estos, se debe posiblemente al momento de inicio del estrés, donde el número potencial de tubérculos ya había sido determinado. Este *priming* posibilitó que, en la siguiente generación, las plantas respondan diferencialmente frente a un nuevo estrés abiótico.

La gran mayoría de los trabajos previos muestran efectos de exposiciones repetidas a un tratamiento de estrés en la misma generación (Kinoshita y Seki 2014; Goh *et al.*, 2013), pero no se evalúa si esa aclimatación perdura en la

siguiente generación. Sí se ha descrito que plantas que fueron expuestas a radiación UV de onda corta (UVC) presentaron menor cantidad de hojas que plantas no estresadas, y que el desarrollo de la floración se vio retrasado en una segunda generación (Migicovsky y Kovalchuk, 2014). Este efecto no fue observado en nuestros experimentos ya que las plantas no mostraron esa diferencia en la segunda generación, independientemente de si habían sido expuestas a sequía en la primera generación.

La reducción temporal de la conductancia estomática que observamos en plantas con *priming* frente a la sequía

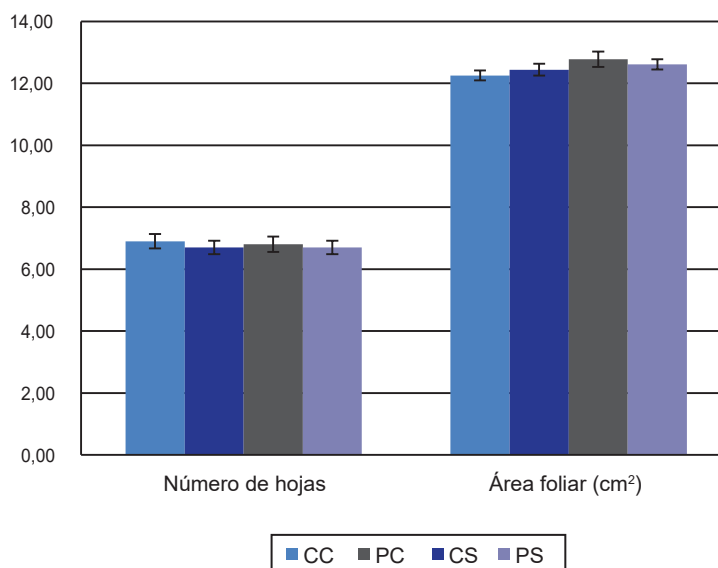


Figura 3. Área foliar y número de hojas antes de iniciado el tratamiento de sequía. Los datos son promedio \pm errores estándar de 10 plantas. No se observan diferencias significativas, se realizó una prueba de Kruskal Wallis, con una comparación múltiple de Dunn. Nota: CC: plantas sin *priming* y sin estrés hídrico. CS: plantas sin *priming* sometidas a sequía. PC: plantas con *priming* y sin estrés hídrico. PS: plantas con *priming*, sometidas a sequía.

sugiere una sensibilidad mayor comparada con la de plantas sin *priming*. Esta mayor sensibilidad anticipada permitiría a las plantas mantener un estado hídrico favorable durante un período más prolongado. Un efecto similar fue observado en plantas transgénicas de papa que expresan de manera constitutiva un gen de *Arabidopsis thaliana* (*CBF1*) implicado en la tolerancia a estrés abiótico (Storani *et al.*, 2015). En ese trabajo, a los tres días de iniciado el tratamiento de sequía, las plantas transgénicas poseían una conductancia estomática menor que las plantas sin transformar, lo que les permitiría utilizar el agua de manera más eficiente y mantenerse turgentes por más tiempo. A los cinco días de iniciado el estrés, ambos grupos de plantas, con y sin *priming*, llegaron a valores similares, sugiriendo que las diferencias causadas por el *priming* están asociadas a una ventana temporal acotada, vinculada a un inicio más temprano de las respuestas adaptativas frente al estrés, quizá vinculado a la intervención del ABA (Goh *et al.*, 2003).

El cierre estomático reduce la pérdida de agua frente al estrés hídrico. Sin embargo, tiene un efecto negativo para las plantas al reducir la incorporación de dióxido de carbono. Con un menor ingreso de dióxido de carbono, la fotosíntesis se ve afectada y hay una gran cantidad de luz interceptada que no puede ser utilizada eficientemente en el proceso fotosintético, llegando a ocasionar daños en las hojas (Foyer y Allen, 2003). En nuestros experimentos observamos que las plantas con *priming* frente a un nuevo estrés hídrico fueron capaces de mantener los fotosistemas intactos, ya que no observamos diferencias con las plantas no estresadas, aunque las primeras tenían una conductancia estomática

menor. En cambio, en las plantas que no tuvieron el *priming*, se observó un daño en el fotosistema II desde los cinco días de iniciado el tratamiento de sequía hasta el fin de esta. Recientemente se observó que plantas de papa que fueron expuestas a sequía en una generación posterior al *priming*, tenían un mayor efecto antioxidante (Ramírez *et al.*, 2015). Un efecto similar se observó en plantas de trigo expuestas a altas temperaturas previamente sometidas a un *priming* (Wang *et al.*, 2016). Nuestras observaciones en relación con la integridad del fotosistema II, quizá también podrían deberse en parte a un mayor efecto.

Un trabajo reciente muestra que plantas de papa expuestas a sequía luego de un *priming* tuvieron una pérdida menor en el rendimiento, comparadas con plantas sin *priming*, en uno de los tres cultivares analizados; es decir, que el efecto del *priming* en el tratamiento fue genotipo dependiente (Ramírez *et al.*, 2015). Observamos en el genotipo Achat, que si bien, la sequía produjo una disminución del rendimiento en plantas con *priming* (cercana del 40%), en plantas sin *priming* esa reducción fue aún mayor. Esta diferencia podría tener un gran impacto económico en áreas donde la sequía está presente. Este efecto es genotipo dependiente, ya que tanto Achat (mostrado en este trabajo) como Única, mostraron una respuesta satisfactoria al proceso de *priming*, mientras que otros cultivares como Désirée o Sarnay no lo hicieron (Ramírez *et al.*, 2015). Por lo tanto, la selección de cultivares que puedan tener un efecto de *priming* es importante a la hora de determinar cuáles serán los cultivares para sembrar en diferentes ambientes.

En este trabajo hemos logrado obtener una pérdida menor en el rendimiento de plantas de *Solanum tuberosum*

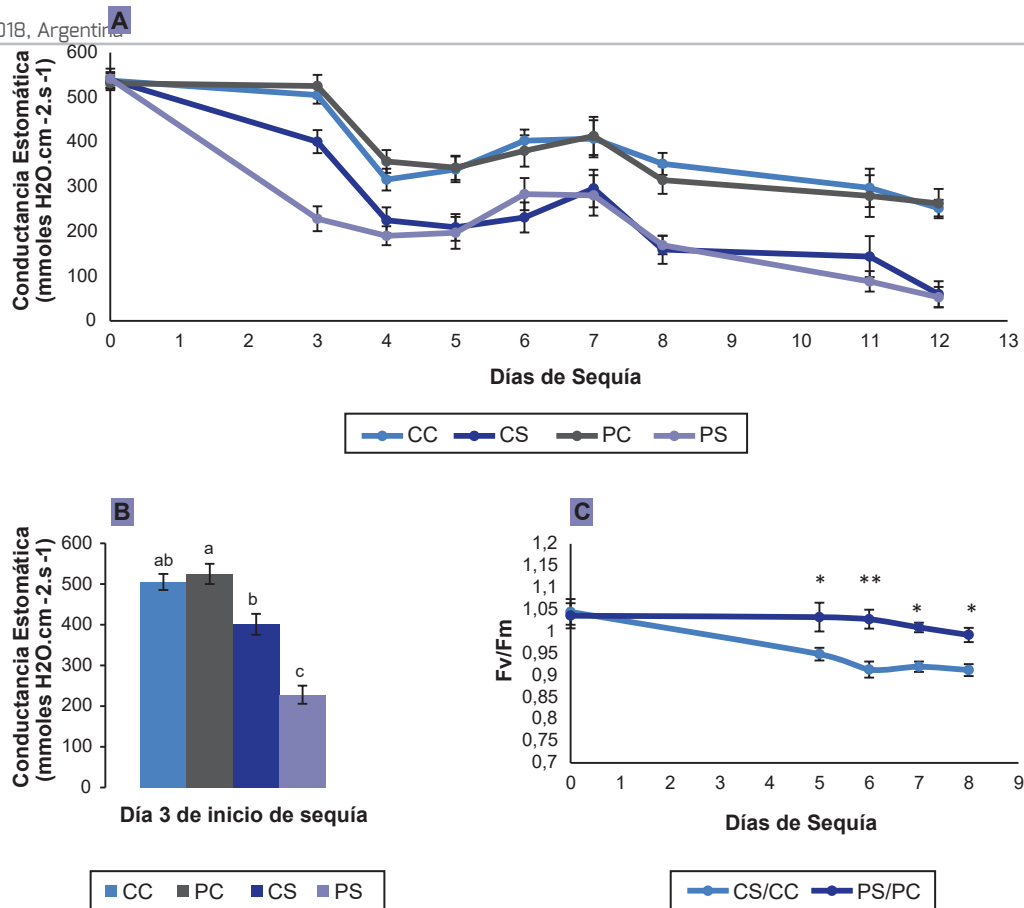


Figura 4. Mediciones fisiológicas en plantas de papa durante el experimento de sequía. a) Medición de conductancia estomática durante todo el período de sequía. b) Detalle de la conductancia estomática a los tres días de iniciado el tratamiento de sequía. c) Medición del estado del fotosistema II durante el tratamiento de sequía. CC: plantas sin *priming* y sin estrés hídrico. CS: plantas sin *priming* sometidas a sequía. PC: plantas con *priming* y sin estrés hídrico. PS: plantas con *priming*, sometidas a sequía.

Los datos son promedio \pm error estándar de 10 plantas. Las letras y los asteriscos indican diferencias significativas entre los tratamientos (en letras diferentes $p < 0,05$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$). En ambos casos se realizó un ANOVA de dos factores de medidas repetidas con un posterior análisis de comparación de tratamientos mediante el test de Bonferroni.

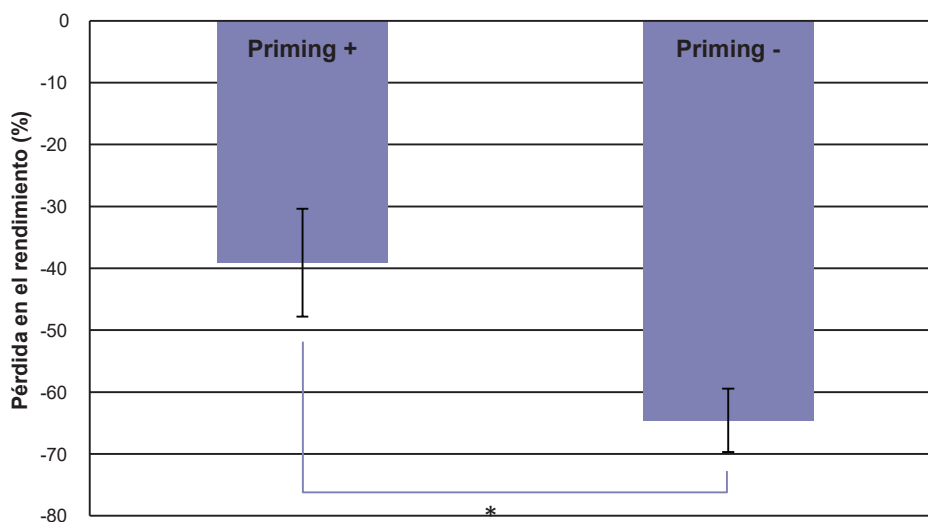


Figura 5. Rendimiento de plantas de papa en respuesta a estrés hídrico con o sin *priming*. Pérdida del rendimiento en condiciones de sequía relativo a los controles.

Los datos son promedio \pm error estándar de 10 grupos de plantas. Para comparar las medias se realizó una prueba de t no pareada. *indica diferencias significativas ($p > 0,05$).

cv. Achat frente a estrés hídrico, mediante una técnica de manejo que tuvo en cuenta la capacidad de aclimatación de las plantas frente al estrés, a través de un proceso denominado *priming*, que por lo tanto no requirió de modificación génica.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por una beca doctoral de CONICET a Leonardo Storani y por subsidios otorgados por Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica a Marcelo Javier Yanovsky. Los tubérculos del cultivar Achat fueron provistos por Polychaco SAIC.

BIBLIOGRAFÍA

- FLETA-SORIANO, E.; PINTÓ-MARIJUAN, M.; MUNNÉ-BOSCH S. 2015 Evidence of Drought Stress Memory in the Facultative CAM, *Aptenia cordifolia*: Possible Role of Phytohormones. PLoS ONE 10: e0135391.
- FOYER, C.H.; ALLEN, J.F. 2003 Lessons from Redox Signaling in Plants. Antioxidants & Redox Signaling 5 (1): 3-5.
- GOH, C.H.; NAM, H.G.; PARK, Y.S. 2003. Stress memory in plants: a negative regulation of stomatal response and transient induction of *rd* gene to light in abscisic acid-entrained *Arabidopsis* plants. The Plant Journal 36 (2): 240-255.
- HU, T.; LIU, S.Q.; AMOMBO, E.; FU, J.M. 2015 Stress memory induced rearrangements of HSP transcription, photosystem II photochemistry and metabolism of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) in response to high-temperature stress. Frontiers in Plant Science 6: 403.
- IWASAKI, M. 2015. Chromatin resetting mechanisms preventing transgenerational inheritance of epigenetic states. Frontiers in Plant Science 6: 380.
- JEREZ MOMPIE, E.; MARTÍN MARTÍN, R.; DÍAZ HERNÁNDEZ, Y. 2014 Estimación de la superficie foliar en dos variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.) por métodos no destructivos. Cultivos Tropicales 35: 57-61.
- KINOSHITA, T.; SEKI, M. 2014 Epigenetic memory for stress response and adaptation in plants. Plant and Cell Physiology 55 (11): 1859-1863.
- LIU, J.; FENG, L.; LI, J.; HE, Z. 2015 Genetic and epigenetic control of plant heat responses. Frontiers In Plant Science 6: 267.
- MAXWELL, K.; JOHNSON, G.N. 2000 Chlorophyll fluorescence-a practical guide. J. Exp. Bot. 51 (345): 659-668.
- MIGICOVSKY, Z.; KOVALCHUK, I. 2014 Transgenerational changes in plant physiology and in transposon expression in response to UV-C stress in *Arabidopsis thaliana*. Plant Signaling & Behavior 9 (11): e976490.
- OMER, A.D.; EL-HASSAN, S.M. 1992 Incidence of potato viruses and their effect on potato production in the Sudan. Crop Protection 11 (5) 477-479.
- OSMOND, C.B.; AUSTIN, M.P.; BERRY, J.A.; BILLINGS, W.D.; BOYER, J.S.; DACEY, J.W.H.; NOBEL, P.S.; SMITH, S.D.; WINNER, W.E. 1987 Stress physiology and the distribution of plants. BioScience 37 (1): 38-48.
- RAHAVI, S.M.R.; KOVALCHUK, I. 2013 Changes in homologous recombination frequency in *Arabidopsis thaliana* plants exposed to stress depend on time of exposure during development and on duration of stress exposure. Physiology and Molecular Biology of Plants 19 (4): 479-488.
- RAHMAN, M.S.; AKANDA, A.M.; MIAN, I.H.; BHUIAN, M.K.A.; KARIM, M.R. 2010 Growth and yield performance of different generations of seed potato as affected by PVY and PLRV. Bangladesh J. Agril. Res.35(1) : 37-50.
- RAMÍREZ, D.; ROLANDO, J.; YACTAYO, W.; MONNEVEUX, D.; MARES, V.; QUIROZ, R. 2015. Improving potato drought tolerance through the induction of long-term water stress memory. Plant Science 238: 26-32.
- SUNG, S.; AMASINO, R.M. 2004. Vernalization and epigenetics: how plants remember winter. Current Opinion in Plant Biology 7 (1): 4-10.
- THOMASHOW, M.F. 2001. So What's New in the Field of Plant Cold Acclimation? Lots! Plant Physiology 125 (1): 89-93.
- YAISH, M.W.; COLASANTI, J.; ROTHSTEIN, S.J. 2011 The role of epigenetic processes in controlling flowering time in plants exposed to stress. Journal of Experimental Botany 62 (11): 3727-3735.
- WANG, X.; XIN, C.; CAI, J.; ZHOU, C.; DAI, T.; CAO, W.; JIANG, D. 2016. Heat Priming Induces Trans-generational Tolerance to High Temperature Stress in Wheat, Frontiers in Plant Science 7 (2016) 501.